动 物 学 研 究 2013，Dec. 34(6): 601−609 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research DOI:10.11813/j.issn.0254-5853.2013.6.0601

广西弄岗喀斯特森林繁殖鸟群落的集团结构

陆 舟[1], 杨 岗[1], 赵东东[1], 吴映环[1], 蒙渊君[2], 周 放[1,*]

1. 广西大学 动物科学技术学院，广西 南宁 530005
2. 广西弄岗国家级自然保护区管理局，广西 龙州 532400

摘要：于 2010、2011 和 2012 年 5—7 月在广西弄岗国家级自然保护区对喀斯特森林繁殖鸟类群落的集团结构进行了研究。对 44 种繁殖鸟类的取食方式、取食基层和取食高度进行聚类分析和主成分分析。其结果如下：（1）鸟类群落可分为 6 个取食集团，分别为地面取食集团、下层取食集团、上层取食集团、多层取食集团、树干取食集团和空中出击集团；（2）与其他森林类型的鸟类群落集团结构相比，喀斯特季节性雨林的鸟类群落以中、下层取食鸟类为主，多层取食集团次之。其原因可能是：弄岗喀斯特森林植被结构和鸟类食性特点形成了中下层取食的鸟类种数占优势的现象；鸟类以扩展各自生态位宽度方式来缓解竞争压力，从而形成了多层取食集团这一特点。

关键词：弄岗自然保护区；喀斯特森林；繁殖鸟群落；集团；主成分分析
中图分类号：Q958.1；Q959.7 **文献标志码**：A **文章编号**：0254-5853-(2013)06-0601-09

Guild structure of forest breeding bird community in Nonggang Nature Reserve of Guangxi

Zhou LU[1], Gang YANG[1], Dong-Dong ZHAO[1], Ying-Huan WU[1], Yuan-Jun MENG[2], Fang ZHOU[1,*]

1. *College of Animal Sciences and Technology*, *Guangxi University*, *Nanning* 530005, *China*
2. *Nature Reserve Management Bureau of Nonggang*, *Longzhou County* 532400, *China*

Abstract: Surveys about the breeding bird guild structure in karst forest of Nonggang Nature Reserve, Guangxi Zhuang Autonomous Region, were conducted successively in May-July 2010, 2011 and 2012. The feeding modes, foraging strata and foraging heights of 44 breeding bird species were analyzed by clustering and principal component method. The results indicated that the avian community could be divided into 6 guilds, including ground feeding guild, lower feeding guild, upper feeding guild, multilayer feeding guild, trunk feeding guild and air strike guild. Depending on the vegetation structure of Nonggang karst forest and feeding habits, middle layer, lower layer and multilayer feeding guilds were dominant in the karst monsoon forest. Data suggests that the birds tried to alleviate competition pressures by increasing niche breadth, so multilayer feeding guild was formed.

Keywords: Nonggang Nature Reserve; Karst forest; Breeding bird community; Guild; Principal component analysis

鸟类集团（guild）是指一组鸟类的集合。在该集合中所有的个体均以相似的方式利用相似的资源（Root, 1967, 2001）。鸟类群落集团（guild）研究是动物群落研究的重要内容。集团是群落的功能单位，群落的集团结构反映了整个群落的营养结构和功能，同时也反映了群落内的种间相互作用。

有关鸟类集团的概念，最早由 Root（1967）在 20 世纪 60 年代提出，随后一些学者开展了大量集团研究。主要有： Holmes et al（1979）用多元方法对鸟类集团结构进行研究；Eckhardt（1979）对科罗拉多石山的两个食虫鸟类集团进行研究；Landre & MacMahon（1980, 1983）对墨西哥索诺拉州橡树林以及北美洲西部林地树栖鸟类的鸟类集团进行研究； Waugh & Hails（1983）对鸟类觅食集团进行研究；Wagner（1981）对橡木林地食虫鸟类集团结构的季节性变化进行研究。

国内从20世纪80年代开始进行鸟类集团探讨，其主要内容包括：对次生林中鸟类集团结构、食性

收稿日期：2013-04-25；接受日期：2013-07-29
基金项目：国家自然科学基金（31172123）
*通信作者（Corresponding author），E-mail: zhoufang@gxu.edu.cn

及季节变化的研究（Gao et al, 1990；Luo & Yang, 1995；Liu et al, 2009；Wang et al, 2010）；对城市园林鸟类集团结构、取食、生态位格局及营巢等方面的研究（Li et al, 2009；Sun et al, 1999；Wang et al，2004；Wang et al，2012）；对小兴安岭北部夏季森林及华北平原耕作区鸟类群落空间集团及生态位的研究（Chen et al, 1993；Fan et al，2008）；对针叶林鸟类集团垂直空间的研究（Yan et al，2012）。针对常绿阔叶林鸟类集团结构的研究较少，仅有两篇报道（Liu & Han，2008；Zhou，1987）。

我国是世界上喀斯特分布面积最大的国家，从热带到寒带各种喀斯特地貌类型齐全。广西西部是我国喀斯特地貌的主要分布区。喀斯特地区地表水缺乏，土壤形成困难却容易丢失，是一种脆弱的，一旦遭到破坏就很难恢复的生态系统。如何保护现有的喀斯特森林和恢复已被破坏的喀斯特森林，已成为学术界的热点。喀斯特森林鸟类是喀斯特森林生态系统中的关键物种，在森林恢复和维持中发挥重要的作用。本研究针对喀斯特北热带季节性雨林的鸟类集团进行研究，对保护喀斯特森林生态系统具有重要意义。

位于广西西部的弄岗自然保护区地处我国热带北缘，喀斯特地貌典型，是中国面积最大、保存最完好的喀斯特北热带季节性雨林保护区。于 2010—2012 年的 5 月至 7 月对弄岗自然保护区喀斯特森林繁殖鸟类群落进行了研究，结果如下。

1 研究地区与方法

1.1 研究地区

广西弄岗国家级自然保护区（N22°13′56″~22°39′09″，E106°42′28″~107°04′54″）位于广西西南部，跨崇左市的龙州和宁明两县，总面积 10 077.5 hm^2。保护区属典型喀斯特地貌，地处我国热带北缘，同时具有热带向亚热带过渡的特点，以北部湾地区植物区系成分和南海地区植物成分为主，是热带向亚热带过渡的典型地带。保护区内岩溶发育良好，山峰海拔一般为 300~600 m。森林覆盖率大于 90%，主要属于北热带喀斯特季节性雨林。喀斯特季节性雨林中以热带植物分布区类型占绝对优势，是从亚热带过渡到热带北缘的范围（Hu et al，1980）。这种季节性雨林是受干湿季交替的气候影响形成的一种独特森林类型。植物分布有典型热带性的龙脑香科的望天树（*Parashorea chinensis*）和热带性较强的椴树科的蚬木（*Burretiodendron hsienmu*）、大戟科的肥牛树（*Cephalomappa sinensis*）、闭花木（*Cleistanthus sumatranus*）和山竹子科的金丝李（*Garcinia paucinervis*）等，也分布有华南地区亚热带科的代表属，如木兰科的木兰属、樟科的樟属、茶科的山茶属、壳斗科的拷属等（Deng et al，1988）。

1.2 研究方法

1.2.1 鸟类的取食行为数据收集

弄岗喀斯特森林地貌具有漏斗森林、洼地森林、盆地森林、槽谷森林四种主要森林类型。每一种森林类型取 3 个样方，共 12 个具有代表性的样方。由于喀斯特森林林木稠密，山壁陡峭，可视距离小，较为开阔地多为狭长形，因此，根据实际地形，每个样方面积取 0.5 hm^2（50 m×100 m），共 6 hm^2。2010 年至 2012 年的 5—7 月，对鸟类的取食情况进行观察，每月观察 30 天，每天观察 8 h，累计观察 2160 h。参考 Zhou（1987）的方法并结合本地情况，划分取食方式、取食基质、取食高度等参数。

取食方法分为：（1）拾取：用嘴直接从基层表面啄取静止或移动极缓慢的食物；（2）探取：用嘴或爪探取基层表面之下的食物，然后啄食；（3）出击：静栖于某处，见到猎物时飞出捕取，然后再飞回原处或附近；（4）飞取：在空中鼓翼停留取食静止的食物；（5）追捕：在空中或地面追赶捕食迅速移动的猎物。

取食基质分为：（1）叶层：包括植物叶子、直接着生叶子的细枝、花和果；（2）小枝：直径小于 1.5 cm 的树枝；（3）粗枝：直径小于 15 cm 但大于 1.5 cm 的侧枝，以及小于 7 cm 的小树主干；（4）树干：直径大于 15 cm 的所有枝、干，以及大于 7 cm 的小树主干；（5）地面；（6）空中。

取食高度分为：根据喀斯特季节性雨林植被的垂直分层结构和鸟类群落的组成及活动特性，将鸟类的活动取食高度分为 6 个层次。（1）地面；（2） 0~1.5 m；（3） 1.6~4 m；（4） 4.1~7 m；（5） 7.1~15 m；（6） 大于 15 m。

取食方式、取食基质主要通过直接观察，取食高度4 m以下的利用皮尺测量（误差<2 mm），4 m高度以上利用大友测高仪（LM50）测量（误差<2 mm）。

1.2.2 数据处理 将所记录鸟种的 17 项取食行为频次转换为百分比数据（取食方法、取食基质和取食高度各为 100%，共 300%）。对鸟类定量数据进行开平方转换（Zhou，1987），利用 SPSS 19.0 软件和 R 2.13.1 （R Development Core Team 2011）软件

进行聚类分析（聚类标准采用欧式距离，聚类方法采用最远距离法）和主成分分析，其结果用于集团划分和研究群落内各鸟类的生态关系。

2　结　果

2.1　鸟类群落组成

弄岗自然保护区喀斯特森林繁殖鸟类群落由 44 种鸟类组成（由于猛禽数量较少且获得数据也较少，故本文不考虑猛禽）（表 1），各鸟种 17 项取食行为参数的百分比数据见附表 1。

2.2　聚类结果

由聚类分析树状图（图 1）可知，当欧氏距离 d=25 时，群落分为两大集团。一类为由棕胸蓝姬鹟、铜蓝鹟、小仙鹟、棕腹大仙鹟和方尾鹟 5 种鸟类组成的空中出击取食类群；另一类以地面、树上为取食基质的鸟类共 39 种组成的类群。

表 1　弄岗自然保护区森林繁殖鸟类群落组成种

Table 1　Compositions of forest breeding bird community in Nonggang Nature Reserve

种名 Species name	学名 Scientific name	缩写 Abbr.	种名 Species name	学名 Scientific name	缩写 Abbr.
白鹇	*Lophura nycthemera*	Lny	棕腹大仙鹟	*Niltava davidi*	Nda
原鸡	*Gallus gallus*	Gga	方尾鹟	*Culicicapa ceylonensis*	Cce
绿翅金鸠	*Chalcophaps indica*	Cin	白喉扇尾鹟	*Rhipidura albicollis*	Ral
红头咬鹃	*Harpactes erythrocephalus*	Her	画眉	*Garrulax canorus*	Gca
大拟啄木鸟	*Megalaima.virens*	Mvi	棕胸雅鹛	*Pellorneum tickelli*	Pti
白眉棕啄木鸟	*Sasia ochracea*	Soc	棕颈钩嘴鹛	*Pomatorhinus ruficollis*	Pru
栗啄木鸟	*Celeus brachyurus*	Cbr	红头穗鹛	*Stachyris ruficeps*	Sru
黄嘴栗啄木鸟	*Blythipicus pyrrhotis*	Bpy	黑头穗鹛	*Stachyris nigriceps*	Sni
长尾阔嘴鸟	*Psarisomus dalhousiae*	Pda	弄岗穗鹛	*Stachyris nonggangensis*	Sno
赤红山椒鸟	*Pericrocotus flammeus*	Pfl	纹胸鹛	*Macronous gularis*	Mgu
灰喉山椒鸟	*Pericrocotus solaris*	Pso	红嘴相思鸟	*Leiothrix lutea*	Llu
白喉冠鹎	*Alophoixus pallidus*	Apa	灰眶雀鹛	*Alcippe morrisonia*	Amo
栗背短脚鹎	*Hemixos castanonotus*	Hca	栗耳凤鹛	*Yuhina castaniceps*	Yca
绿翅短脚鹎	*Hypsipetes mcclellandii*	Hmc	白腹凤鹛	*Erpornis zantholeuca*	Eza
黑短脚鹎	*Hypsipetes leucocephalus*	Hle	短尾鹪鹛	*Napothera brevicaudata*	Nbr
橙腹叶鹎	*Chloropsis hardwickii*	Cha	大山雀	*Parus major*	Pma
钩嘴林鵙	*Tephrodornis gularis*	Tgu	黄颊山雀	*Parus spilonotus*	Psp
白翅蓝鹊	*Urocissa whiteheadi*	Uwh	冕雀	*Melanochlora sultanea*	Msu
白尾蓝地鸲	*Cinclidium leucurum*	Cle	绒额䴓	*Sitta frontalis*	Sfr
棕胸蓝姬鹟	*Ficedula hodgsonii*	Fho	纯色啄花鸟	*Dicaeum concolor*	Dco
铜蓝鹟	*Eumyias thalassina*	Eth	黄腹花蜜鸟	*Cinnyris jugularis*	Cju
小仙鹟	*Niltava macgrigoriae*	Nma	叉尾太阳鸟	*Aethopyga christinae*	Ach

以所有鸟类之间的欧氏距离平均数 12.4 作为划分集团的标准（Holmes et al，1979），可以把群落分为 6 个集团。根据主要取食高度和主要取食方法，对这 6 个集团进行归类，分别为：

（1）地面取食集团：由白鹇、弄岗穗鹛、短尾鹪鹛、原鸡、绿翅金鸠和画眉 6 种鸟类组成，占鸟类总物种数的 13.6%。其中，白鹇和弄岗穗鹛在 d=0.9 时聚合，在 d=1.5 时和短尾鹪鹛聚合；弄岗穗鹛在 d=2.2 时与短尾鹪鹛聚合。这三种鸟类的取食行为相似程度极高，它们主要在地面啄取食物；原鸡也在地面取食，但大多用嘴或爪探取食物；绿翅金鸠和画眉虽然主要在地面取食，但有时也在树上取食。

（2）下层取食集团：由红头穗鹛、黑头穗鹛、棕胸雅鹛、灰眶雀鹛和白尾蓝地鸲 5 种鸟类组成，占鸟类总物种数的 11.4%。其中，红头穗鹛和黑头穗鹛在 d=1.7 时聚合；棕胸雅鹛和灰眶雀在 d=2.4 时聚合，这 2 组鸟类的取食行为相似程度极高。红头穗鹛、黑头穗鹛、灰眶雀鹛、棕胸雅鹛主要在森林下层的树叶、灌丛或低矮小树枝上取食；白尾蓝地鸲主要在森林下层较高的树叶、小树枝上取食，有时也到地面取食。

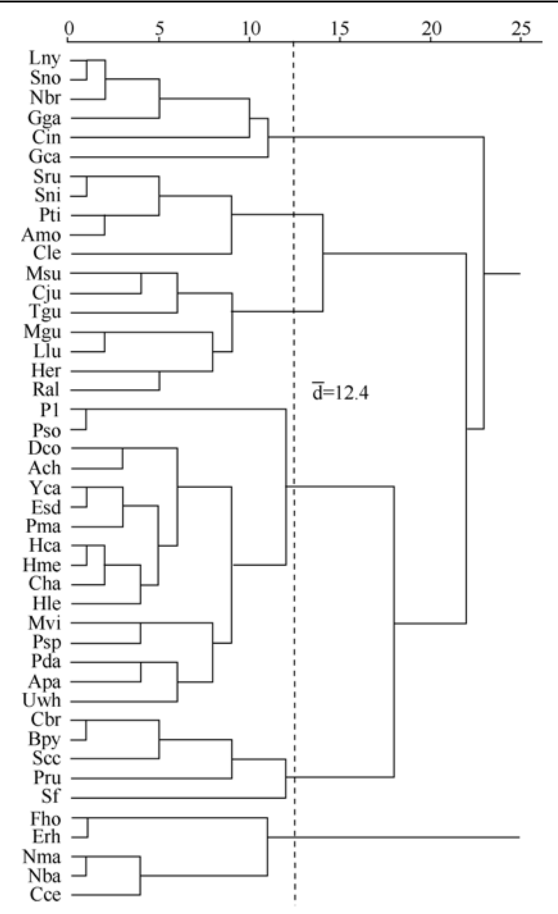


图 1 群落中鸟类聚类树状图

Figure 1 Dendrogram of bird community based on Euclidean distances

（3）上层取食集团：由冕雀、黄腹花蜜鸟、钩嘴林鵙、纹胸鹛、红嘴相思鸟、红头咬鹃和白喉扇尾鹟 7 种鸟类组成，占鸟类总物种数的 15.9%。这 7 种鸟类主要在远离主干的树冠层、小树枝上取食。

（4）多层取食集团：由赤红山椒鸟、灰喉山椒鸟、纯色啄花鸟、叉尾太阳鸟、栗耳凤鹛、白腹凤鹛、大山雀、栗背短脚鹎、绿翅短脚鹎、橙腹叶鹎、黑短脚鹎、大拟啄木鸟、黄颊山雀、长尾阔嘴鸟、白喉冠鹎和白翅蓝鹊 16 种鸟类组成，占鸟类总物种数的 36.4%。其中，赤红山椒鸟和灰喉山椒鸟在*d*=1.4时聚合；栗耳凤鹛和白腹凤鹛在*d*=1.5时聚合；栗背短脚鹎和绿翅短脚鹎在*d*=1.1 时聚合，这 3 组鸟类取食行为相似程度极高。这16种鸟类利用森林多个层次的资源，在森林的上层、中层和下层取食。

这一取食集团的鸟类种数最多，达 16 种，是各取食集团中所占比例最大的集团。如果欧氏距离取 *d*=9 时，可细分为 3 个小集团。分别是：

① 由赤红山椒鸟和灰喉山椒鸟 2 种鸟类组成。它们利用森林的多个层次取食同时，较多偏向上层取食，有时也在空中出击捕食昆虫。

② 由纯色啄花鸟、叉尾太阳鸟、栗耳凤鹛、白腹凤鹛、大山雀、栗背短脚鹎、绿翅短脚鹎、橙腹叶鹎和黑短脚鹎 9 种鸟类组成。这 9 种鸟类在森林内较为均匀地利用上中下各层取食。纯色啄花鸟、叉尾太阳鸟、栗背短脚鹎、绿翅短脚鹎、橙腹叶鹎和黑短脚鹎有时也在空中悬停取食花叶上的食物。

③ 大拟啄木鸟、黄颊山雀、长尾阔嘴鸟、白喉冠鹎和白翅蓝鹊 5 种鸟类组成。这些鸟类利用森林的多个层次取食同时，较多偏向中上层取食。

（5）树干取食集团：由栗啄木鸟、黄嘴栗啄木鸟、白眉棕啄木鸟、棕颈钩嘴鹛和绒额鳾 5 种鸟类组成，占鸟类总物种数的 11.4%。其中，栗啄木鸟和黄嘴栗啄木鸟在 *d*=1.4 时聚合，取食行为相似程度极高。栗啄木鸟、黄嘴栗啄木鸟和白眉棕啄木鸟主要在树干上用嘴探取食物；棕颈钩嘴鹛和绒额鳾主要在树干上用嘴拾取食物，棕颈钩嘴鹛有时也到地面取食。

（6）空中出击集团：由棕胸蓝姬鹟、铜蓝鹟、小仙鹟、棕腹大仙鹟和方尾鹟 5 种鸟类组成，占鸟类总物种数的 11.4%。其中，棕胸蓝姬鹟和铜蓝鹟，小仙鹟和腹大仙鹟分别在 *d*=1.2 时聚合，这两组鸟类取食行为相似程度极高。5 种鸟类主要取食方式为捕食空中的昆虫。

2.3 主成分分析结果

前 3个 主成分对应的各项取食行为变量的负荷系数见表 2，各鸟种主成分值的二维分布和三维分布见图 2和图 3。

由表 2可知，对含信息最多的主成分Comp.1影响比较大的是地面取食基层和 0~1.5 m和 7 m以上区间取食高度，图 2中 Y1 主要反映了各种鸟类取食高度，从右往左，取食高度逐渐升高，总体上反映了鸟类取食高度分布情况，与聚类分析集团划分基本相符。对主成分Comp.2影响较大的是取食方式，二维图主要反映了每种鸟的取食高度和取食方式。

由图 3 可看出，群落的三维分布比二维分布信息量增加了18.05%。各取食高度、取食方式和取食基质得到较好的反映，与聚类分析集团划分更为相符，两种方法获得的结果得到了相互印证。

3 讨 论

鸟类的分布和多样性与植被的类型、结构特征

表 2　各项取食行为对前 3 个主成分的负荷量

Table 2　Load capacities of the first 3 principal components of each feeding behavior

项目 Items	Comp.1	Comp.2	Comp.3
拾取 Glean	0.065	0.509	−0.012
探取 Probe	0.112	−0.077	−0.418
出击 Attack	−0.105	−0.479	0.218
飞取 Hover	−0.205	0.095	0.103
追捕 Pursue	−0.008	−0.108	−0.045
叶层 Foliage layer	−0.215	0.399	0.262
小枝 Sprig	−0.212	0.264	−0.082
粗枝 Asperata	−0.079	0.008	−0.467
树干 Trunk	−0.007	−0.097	−0.416
地面 Ground	0.402	−0.048	−0.138
空中 Air	−0.107	−0.478	0.217
0−1.5 m	0.436	−0.006	−0.086
1.6−4 m	0.141	0.102	0.310
4.1−7 m	−0.111	−0.025	0.206
7.1−10 m	−0.385	−0.041	−0.131
10.1−15 m	−0.389	−0.013	−0.236
>15 m	−0.372	−0.049	−0.117
特征向量　Eigenvector	2.106	1.836	1.752
贡献率 Contribution rate	26.10	19.83	18.05
累积贡献率 Accumulative contribution rate	26.10	45.93	63.98

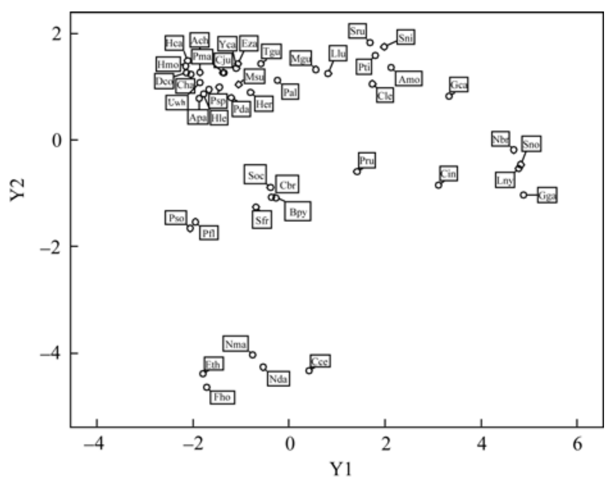


图 2　44 种鸟的二维排序（占总信息的 45.93%）
Figure 2　Ordination of 44 bird species
(45.93% of gross information content)

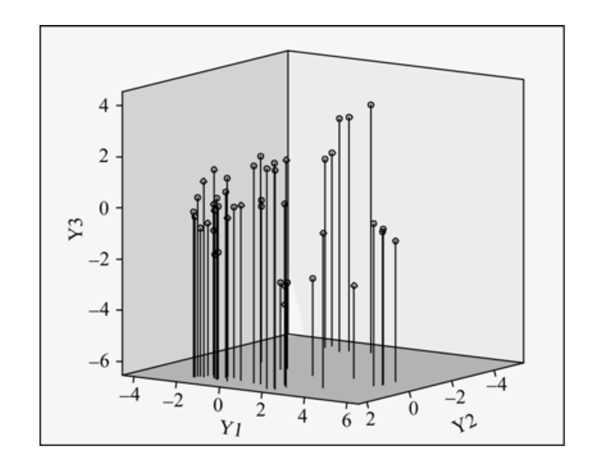


图 3　44 种鸟三维排序（占总信息 63.98%）
Figure 3　Three-dimensional Ordination of 44 bird species
(63.98% of gross information content)

密切相关（Andesron & Shugart，l974；Bi et al，2003；Gao et al，2003；James，1982；Zhou，1986）。同样，植被的结构对鸟类集团的结构产生较大影响（Ding et al，2007；Richard et al，1998）。由图1可知，弄岗喀斯特森林鸟类中利用中、下层取食的鸟类种数达总数的61.4%。弄岗喀斯特森林鸟类主要以食虫鸟类为主，达 87.1%，食果实鸟类较少，为 10.9%（Jiang，2007）。森林的上层植物以蚬木、肥牛树等植物为优势种，结浆果的植物较少，中下层植物上常有附生植物如兰科、天南星科、蕨类、藤本植物和苔鲜植物，环境较为阴暗潮湿，分布有大量的昆虫种类，为鸟类提供较为丰富的食物资源和隐蔽的栖息条件。这种植被结构和鸟类食性特点形成了弄

岗喀斯特森林鸟类中、下层取食的鸟类种数占优势的现象。

与其他不同森林类型中下层取食鸟类和多层取食鸟类比例进行比较（Gao et al，1990；Liu et al，1989；Liu & Han，2008；Liu et al，2009；Zhou，1987）（表3），我们发现，中下层取食鸟类比例最高的是云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林（72.6％），广西弄岗喀斯特季节性雨林次之（61.4％）。多层取食鸟类比例最高的是广西弄岗喀斯特季节性雨林（36.4％），广东鼎湖山季风常绿阔叶林次之（10.7％），而在落叶阔叶林和针叶林中比例为0。在几种森林类型中，中下层鸟类所占比例都较高，尤其是云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林和弄岗喀斯特季节性雨林的比例都大于61％。可见，在这两种森林类型中，中下层鸟类是其鸟类群落的主要组成。这可能由于季节性雨林和中山湿性常绿阔叶林的中下层植被的丰富度高，拥有较高的生物量，可为各种食性的鸟类提供各自的生态位，因而比次生林和针叶林较为单一的中下层植被拥有更多的中下层鸟类种类。

表 3 不同森林类型中中下层取食鸟类比例和多层取食鸟类比例

Table 3 Proportions of middle layer, lower layer and multilayer feeding guild in different forest types

森林类型 Forest types	中下层取食鸟类比例（%） Proportions of middle and lower layer feeding guild（%）	多层取食鸟类比例（%） Proportion of multiplayer feeding guild（%）
广西弄岗喀斯特季节性雨林 Karst seasonal rainforest in Nonggang，Guangxi	61.4	36.4
云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林* Mid-mountain humid evergreen broadleaf forest in Ailao Mountains, Yunnan	72.6	1.6
广东鼎湖山季风常绿阔叶林* Monsoon evergreen broadleaf forests in Dinghu Mountain, Guangdong	39.3	10.7
安徽大别山山地次生落叶阔叶林* Mountainous secondary deciduous broadleaf forests in Dabie Mountain, Anhui	46.2	0.0
黑龙江山地次生阔叶林* Mountainous secondary broadleaf forests in Heilongjiang	47.6	0.0
山西华北落叶松林* Larix principis-rupprechtii forests in Shanxi	45.0	0.0

*表中各数据根据文献（Zhou，1987；Liu et al，1989；Gao et al，1990； Liu & Han，2008；Liu et al，2009）中的数据进行统计计算得出。

*Data resources: Zhou, 1987; Liu et al, 1989; Gao et al, 1990; Liu & Han, 2008;Liu et al, 2009.

由聚类分析图可知，鸟类群落中，共有12组鸟类的聚合水平很低（在$d<2.5$时聚合），它们的取食行为格局非常相似，潜在的竞争压力非常大。但是，同一个集团的成员以相似的方式利用相似的资源，并不意味着相似的利用环境的所有资源（Zhou, 1987）。例如，地面取食集团中，白鹇、弄岗穗鹛和短尾鹪鹛的取食行为格局非常相似，其生态位非常接近。但是进一步观察，白鹇主要在山沟底部的灌丛中取食，以昆虫、植物嫩芽、果实、种子为主要食物；弄岗穗鹛和短尾鹪鹛主要在林区乔木盖度、落叶盖度较高的岩石上取食，昆虫是其主要食物。白鹇利用取食地和食性的差异来缓解与弄岗穗鹛和短尾鹪鹛的竞争以达到共存。有关弄岗穗鹛和短尾鹪鹛的生态位及竞争关系，拟另撰文讨论。

另外，红头穗鹛和黑头穗鹛；赤红山椒鸟和灰喉山椒鸟；栗耳凤鹛和白腹凤鹛；栗背短脚鹎和绿翅短脚鹎；栗啄木鸟和黄嘴栗啄木鸟；棕胸蓝姬鹟和铜蓝鹟；小仙鹟和棕腹大仙鹟这 7 组鸟类在形态、习性和取食行为格局上都非常相似。有研究表明，生态位重叠并不一定伴随着竞争（Colwell & Futuyma，1971；Hurlbert，1978；Lawlor，1980；Van der meer，1972）。例如，如果食物资源很丰富，就可以能够容许较大的食物生态位重叠。究竟是何原因，以及它们是采取压缩生态位宽度策略，或是采取扩展各自的生态位宽度，或者是采取其它的策略，仍需进一步研究。

植物群落的多样性越高，空间层次结构越复杂，鸟类群落集团的划分就越细致（Chen，et al，1993）。广西弄岗喀斯特季节性雨林鸟类群落集团划分的多层取食集团显然并非如此。这一集团的鸟类充分地利用各层的资源，很难细致合理地把它们分成各层取食集团。这在其他森林类型的取食集团中是很少见的。由此，可看出，多层取食集团作为喀斯特季节雨林鸟类群落集团的一个特点，不同于其他森林类型的鸟类取食集团。

喀斯特季节性雨林分为乔木层、灌木层和草

本地被层 3 层植物。乔木层按照其高度又可进一步划分为 3 个亚层。弄岗喀斯特森林鸟类群落组成以中下层鸟类为主要组成。这样，除大于 15 m 高度的第一和第二乔木亚层以外，主要有第三乔木亚层、灌木层和草本地被层三层结构。在这三层植被结构中，中下层鸟类竞争十分剧烈。由于地面取食集团鸟类只有 6 种（占中下层鸟类种数 22.2%），因此，其他的中下层鸟类（77.8%）在第三乔木亚层和灌木层这两层的竞争更为激烈。在竞争压力下，鸟类有可能采取两种策略来减缓竞争的压力。它们或是通过压缩各自的生态位宽度(May，1976)或是扩展各自的生态位宽度(Zhou & Fang，2000）以达到共存的目的。在各取食集团中，地面取食集团占 13.6%；下层取食集团、树干取食集团和空中出击集团各占 11.4%；上层取食集团占 19.5%；多层取食集团占 36.4%。其中多层取食集团的比例远大于前几种取食集团。由此可知，在喀斯特季节性雨林中，部分鸟类是采取扩展其生态位宽度的策略来减缓竞争压力。部分中下层鸟类扩展各自的生态位宽度利用森林的多层资源取食来缓解竞争压力，从而形成了喀斯特森林鸟类的多层取食集团这一特点。

参考文献：

Andesron SH, Shugart HH Jr. 1974. Habitat selection of breeding birds in an east Tennessee Deciduous forest. *Ecology,* **55**(4): 828-837.

Bi ZL, Zhang ZW, Song J. 2003. Preliminary study on the relationship between the bird community and vegetation structure at Dongling mountain of Beijing. *Journal of Beijing Normal University* (Natural Science), **39**(5): 663-668. [毕中霖, 张正旺, 宋杰. 2003. 北京东灵山地区鸟类群落与栖息环境的关系研究. 北京师范大学学报(自然科学版), **39**(5): 663-668.]

Chen HP, Gao ZX, Li F, Song HD, Li XM, Liu ZT. 1993. Study on space guild of forest bird community in summer in Northeast Xiaoxingan mountains. *Journal of Northeast Forestry University,* **21**(2): 41-48. [陈化鹏, 高中信, 李枫, 宋慧东, 李先敏, 刘占涛. 1993. 小兴安岭北部夏季森林鸟类群落空间集团结构研究. 东北林业大学学报, **21**(2): 41-48.]

Colwell RK, Futuyma DJ. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology,* **52**(4): 567-576.

Deng ZQ, Hu CG, Li KY, Su ZM, Zhao TL, Huang QC. 1988. Report on comprehensive survey of Nonggang Reserve, Guangxi. *Guihaia,* (S1): 1-214. [邓自强, 胡长庚, 李克因, 苏宗明, 赵天林, 黄庆昌. 1988. 广西弄岗自然保护区综合考察报告. 广西植物, (S1): 1-214.]

Ding TS, Liao HC, Yuan HW. 2007. Breeding bird community composition in different successional vegetation in the mountain coniferous forest zone of Taiwan. *Forest Ecology and Management,* **255**(7): 2038-2048.

Eckhardt RC. 1979. The adaptive syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rock Mountains. *Ecological Monographs,* **49**(2): 129-149.

Fan XS, Hu DF, Chen HZ, Wang F, Su X. 2008. Study on bloc structure and econiche characteristics of bird communities in the farming areas in north China plain. *Arid Zone Research,* **25**(4): 544-549. [范喜顺, 胡德夫, 陈合志, 王峰, 苏鑫. 2008. 华北平原耕作区鸟类群落的集团结构及生态位. 干旱区研究, **25**(4): 544-549.]

Gao W, Wang HT, Sun DT. 2003. The habitat and nest-site selection of Jankowski's bunting. *Acta Ecologica Sinica,* **23**(4): 665-672. [高玮, 王海涛, 孙丹婷. 2003. 栗斑腹鹀的栖息地和巢址选择. 生态学报, **23**(4): 665-672.]

Gao W, Xiang GQ, Shang JC, Feng HL. 1990. On the guild structure and its relationship of secondary forest bird community. *Journal of Northeast Forestry University,* **18**(3): 118-129. [高玮, 相桂权, 尚金城, 冯贺林. 1990. 山地次生林鸟类集团结构及关系的研究. 东北林业大学学报, **18**(3): 118-129.]

Holmes RT, Bonney RE Jr, Pacala SW. 1979. Guild structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. *Ecology,* 60(3): 512-520.

Hu SS, Wang XF. 1980. The phytocoenological features of seasonal rain forest of limestone region in Guangxi. *Journal of North Eastern Forestry Institute,* (4): 11-26. [胡舜士, 王献溥. 1980. 广西石灰岩地区季节性雨林的群落学特点. 东北林学院学报, (4): 11-26.]

Hurlbert SH. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology,* **59**(1): 67-77.

James EC. 1982. The ecological morphology of birds: a review. *Annales Zoologici Fennici,* **19**: 265-272.

Jiang AW. 2007. The Study of Understory Birds in Nonggang Karst Forest. Master thesis, Guangxi University, Nanning. [蒋爱伍. 2007. 弄岗喀斯特森林下层鸟类研究. 硕士论文, 广西大学, 南宁.]

Landre PB, MacMahon JA. 1980. Guilds and community organization: analysis of an oak Woodland avifauna in Sonora, Mexico. *The Auk,* **97**: 351-365.

Landre PB, MacMahon JA. 1983. Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. *Ecological Monographs,* **53**(2): 183-208.

Lawlor LR. 1980. Overlap, similarity, and competition coefficients. *Ecology,* **61**(2): 245-251.

Li P, Zhang JC, Li BC, Chris W, Jiang PP, Ding P. 2009. Effects of urbanization on the avian nesting Guilds in Hangzhou. *Zoological Research,* **30**(3): 295-302. [李鹏, 张竞成, 李必成, Chris W, 蒋萍萍, 丁平. 2009. 城市化对杭州市鸟类营巢集团的影响. 动物学研究, **30**(3): 295-302.]

Liu B, Zhou LZ, Wang WG, Shen SB, Han DM. 2009. Seasonal dynamics of the avian guild structure of mountain secondary forest in Dabieshan mountain. *Zoological Research,* **30**(3): 277-287. [刘彬, 周立志, 汪文革, 沈三宝, 韩德民. 2009. 大别山山地次生林鸟类群落集团结构的季节变化. 动物学研究, **30**(3): 277-287.]

Liu H, Han LX. 2008. Birds foraging guilds in Xujiaba evergreen broad-leaved forest of Ailao mountain. *Zoological Research,* **29**(5): 561-568. [刘菡, 韩联宪. 2008. 云南哀牢山徐家坝常绿阔叶林的鸟类取食集团. 动物学研究, **29**(5): 561-568.]

Liu HJ, Shen SY, Han GB, Wu YR, Wu JY. 1989. Research on larch breeding bird populations in Pangquangou Nature Reserve in Shanxi Province. *Journal of Yuncheng Normal College,* (4): 40-48. [刘焕金, 申守义, 韩贵彪, 吴运仁, 武建勇. 1989. 山西省庞泉沟自然保护区华北落叶松林繁殖鸟类群落生的研究. 运城师专学报, (4): 40-48.]

Luo WZ, Yang ZJ. 1995. The study on guild structure of arboreal insectivorous birds of montane second forest in Northern Zhangguangchai maintains. *Journal of Northeast Normal University,* (2): 89-95. [罗维桢, 杨志杰. 1995. 张广才岭北部山地次生林树栖食虫鸟类集团结构的研究. 东北师大学报(自然科学版), (2): 89-95.]

May RM. 1976. Theoretical Ecology. Sun RY translate. Oxford: Blackwell Scientific Publications. [May RM. 1976. 理论生态学. 孙儒泳等译. 北京: 科学出版社.]

Richard MD, Jay BH, Mariko Y. 1998. Associations between breeding bird abundance and stand structure in the White Mountains, New Hampshire and Maine, USA. *Forest Ecology and Management,* **103**(2-3): 217-233.

Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs,* **37**(4): 317-350.

Root RB. 2001. Guilds. *In*: Levin Holmes RT, Bonney REJ, Pacala SW. Encyclopedia of Biodiversity. San Diego: Academic Press, 3: 295-302.

Sun YM, Liu ZB, Song YJ. 1999. Study on the guild structure of winter birds in Changchun Nanhu park. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition),* (2): 85-90. [孙永梅, 刘忠宝, 宋榆钧. 1999. 长春市南湖公园冬季鸟类集团结构的研究. 东北师大学报(自然科学版), (2): 85-90.]

Van der Meer JH. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **3**(1): 107-132.

Wagner JL. 1981. Seasonal changes in guild structure: oak woodland insectivorous birds. *Ecology,* **62**(4): 973-981.

Wang DL, Li K, Zhu WB. 2010. Analysis of feeding characteristics in summer and autumn of the avian community in the Wulonghe NatureReserve. *Journal of Shandong University (Natural Science),* **45**(5): 28-34.
[王德良, 李科, 朱文博. 2010. 五龙河自然保护区鸟类群落夏秋食性特征分析. 山东大学学报(理学版), **45**(5): 28-34.]

Wang JF, Chen Y, Zhang H, Ding HL, Tang SX. 2012. The ecological niche patern of birds in Tiantong national forest park, Zhejiang province. *Journal of Fudan University (Natural Science),* **51**(4): 523-528. [王军馥, 陈宇, 张航, 丁虎林, 唐思贤. 2012. 浙江天童国家森林公园鸟类生态位格局. 复旦学报(自然科学版), **51**(4): 523-528.]

Wang YP, Chen SH, Ding P. 2004. Effects of urbanization on the winter bird foraging guilds. *Journal of Zhejiang University (Science Edition),* **31**(3): 330-336. [王彦平, 陈水华, 丁平. 2004. 城市化对冬季鸟类取食集团的影响. 浙江大学学报(理学版), **31**(3): 330-336.]

Waugh DR, Hails CJ. 1983. Foraging ecology of a tropical aerial feeding bird Guild. *Ibis,* **125**(2): 200-217.

Yan D, Han LX, Cheng C, Li XQ. 2012. The vertical spatial pattern of bird community in spring season in pinus Yunnanensis forests in Zixi mountain area. *Journal of Southwest Forestry University,* **32**(1): 69-73. [岩道, 韩联宪, 程闯, 李兴强. 2012. 紫溪山云南松林春季鸟类的垂直空间分布. 西南林业大学学报, **32**(1): 69-73.]

Zhou F. 1986. Study on the forest breeding bird community in Dinghu mountain. *In*: Study on Tropical and Subtropical Forest Ecosystem (4th set). Haikou: Hainan People's Publishing House, 79-91. [周放. 1986. 鼎湖山森林繁殖鸟类群落的研究. 见: 热带亚热带森林生态系统研究(第4集). 海口: 海南人民出版社, 79-91.]

Zhou F. 1987. Guild structure of the forest bird community in Dinghushan. *Acta Ecologica Sinica,* **7**(2): 176-184. [周放. 1987. 鼎湖山森林鸟类群落的集团结构. 生态学报, **7**(2): 176-184.]

Zhou F, Fang HL. 2000. On the interspecific niche relationship between two species of wren warbler. *Zoological Research,* **21**(1): 52-57. [周放, 房慧伶. 2000. 两种鹪莺的种间生态位关系研究. 动物学研究, **21**(1): 52-57.]

附表 1 鸟类群落中鸟类取食行为百分比数据

Appendix 1 Foraging behaviors(percentage）of bird communities

取食变量 Feeding variable	Lny	Gga	Cin	Her	Mvi	Soc	Cbr	Bpy	Pda	Pfl	Pso	Apa	Hca	Hmc	Hle
拾取 Glean	90.5	63.5	60.8	84.9	93.6	23.4	33.5	38.7	72.4	65.2	60.8	55.3	95.6	96.9	89.8
探取 Probe	8.5	35.0	39.2	15.1	6.4	76.6	66.5	61.3	27.6	0.0	0.0	39.2	0.0	0.0	6.3
出击 Attack	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	30.1	35.3	0.0	0.0	0.0	2.1
飞取 Hover	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.5	4.4	3.1	1.8
追捕 Pursue	1.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.7	3.9	0.0	0.0	0.0	0.0
叶层 Foliage layer	0.0	0.0	0.0	81.6	51.4	2.5	7.3	5.6	79.7	27.6	32.0	54.3	58.2	60.9	74.5
小枝 Sprig	0.0	0.0	1.2	11.3	26.3	30.7	8.4	7.1	18.8	30.3	25.3	33.5	35.1	31.5	21.3
粗枝 Asperata	0.0	0.0	33.9	7.1	16.1	34.5	27.3	18.4	1.5	8.7	8.9	12.2	6.7	7.6	0.6
树干 Trunk	0.0	0.0	2.3	0.0	6.2	32.3	57.0	68.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
地面 Ground	100.0	100.0	62.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
空中 Air	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	33.4	33.8	0.0	0.0	0.0	3.6
0−1.5 m	100.0	100.0	72.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1.6−4 m	0.0	0.0	0.0	6.7	0.0	12.2	7.1	6.0	2.9	0.0	0.0	2.4	2.1	0.0	3.2
4.1−7 m	0.0	0.0	0.0	38.9	0.0	40.5	31.7	32.3	18.4	0.0	2.6	29.1	11.0	9.7	4.0
7.1−10 m	0.0	0.0	20.6	33.2	17.3	24.3	28.9	29.9	28.6	31.3	30.2	22.3	30.1	29.8	38.6
10.1−15 m	0.0	0.0	7.0	12.6	58.8	18.0	27.1	27.2	38.1	56.2	49.8	28.0	41.6	40.4	37.3
>15 m	0.0	0.0	0.0	8.6	23.9	5.0	5.2	4.6	12.0	12.5	17.4	18.2	15.2	20.1	16.9

续表

取食变量 Feeding variable	Cha	Tgu	Uwh	Cle	Fho	Eth	Nma	Nda	Cce	Ral	Gca	Pti	Pru	Sru	Sni
拾取 Glean	98.0	93.4	87.9	71.8	3.8	5.2	8.6	7.1	3.5	80.6	90.7	97.2	58.6	99.3	98.0
探取 Probe	0.0	2.9	11.2	28.2	3.1	5.2	1.2	0.9	2.1	18.7	9.3	2.8	41.4	0.7	2.0
出击 Attack	0.0	0.0	0.0	0.0	92.2	88.1	89.2	92.0	93.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
飞取 Hover	2.0	3.7	0.9	0.0	0.9	1.5	1.0	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
追捕 Pursue	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
叶层 Foliage layer	61.0	88.7	70.2	48.2	3.3	3.7	9.4	7.2	5.2	56.8	8.6	89.2	5.2	70.1	77.7
小枝 Sprig	22.6	10.2	26.3	31.0	2.3	4.2	2.1	1.7	1.3	37.9	33.7	10.3	5.5	29.2	22.3
粗枝 Asperata	16.4	1.1	3.5	5.5	0.0	1.8	0.0	0.0	0.0	5.3	11.2	0.5	39.1	0.7	0.0
树干 Trunk	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3	0.0	27.7	0.0	0.0
地面 Ground	0.0	0.0	0.0	15.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	43.2	0.0	22.5	0.0	0.0
空中 Air	0.0	0.0	0.0	0.0	94.4	90.3	88.5	91.1	93.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
0−1.5m	0.0	0.0	0.0	11.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	63.2	5.7	23.6	10.1	18.6
1.6−4m	0.0	33.2	0.0	53.9	0.0	1.3	22.9	19.9	33.6	23.6	31.5	80.2	23.8	78.2	74.9
4.1−7m	5.1	10.2	8.7	26.1	4.7	5.1	40.7	49.4	54.5	30.8	5.3	14.1	21.3	11.7	6.5
7.1−10m	40.0	50.1	13.4	8.8	44.6	45.8	16.4	10.7	11.9	39.8	0.0	0.0	12.1	0.0	0.0
10.1−15m	36.0	2.3	40.1	0.0	38.4	34.9	8.0	7.0	0.0	5.8	0.0	0.0	8.2	0.0	0.0
>15 m	18.9	4.2	37.8	0.0	12.3	12.9	12.0	13.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.0	0.0	0.0

取食变量 Feeding variable	Sno	Mgu	Llu	Amo	Yca	Eza	Nbr	Pma	Psp	Msu	Sfr	Dco	Cju	Ach
拾取 Glean	86.0	95.7	98.9	97.8	98.7	99.3	97.8	100.0	96.3	98.1	51.2	92.1	90.0	89.6
探取 Probe	14.0	4.3	1.1	2.2	1.3	0.7	2.2	0.0	3.7	1.9	48.8	0.0	0.0	0.0
出击 Attack	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
飞取 Hover	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.9	10.0	10.4
追捕 Pursue	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
叶层 Foliage layer	0.0	90.9	96.5	98.0	66.8	70.0	0.0	76.0	43.2	91.1	0.0	89.9	97.0	95.2
小枝 Sprig	0.0	9.1	3.5	2.0	28.2	28.6	1.1	20.2	26.5	8.9	3.7	7.8	2.6	3.1
粗枝 Asperata	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	1.4	0.0	3.8	27.2	0.0	13.7	2.3	0.4	1.7
树干 Trunk	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.1	0.0	82.6	0.0	0.0	0.0
地面 Ground	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	98.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
空中 Air	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
0−1.5m	100.0	0.0	0.0	15.2	0.8	0.5	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
1.6−4m	0.0	34.7	32.1	68.1	7.1	12.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.5	8.6
4.1−7m	0.0	49.2	56.3	16.7	20.6	14.2	0.0	12.1	5.3	23.4	0.0	8.9	30.8	15.6
7.1−10m	0.0	10.7	11.6	0.0	35.9	34.8	0.0	31.5	38.9	57.8	43.8	20.1	47.1	26.2
10.1−15m	0.0	5.4	0.0	0.0	30.6	31.5	0.0	51.0	50.2	12.4	48.5	49.9	13.3	33.6
>15 m	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	6.2	0.0	5.4	5.6	6.4	7.7	21.1	3.3	16.0